

Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar¹

IVONNE SANMARTIN-GAJARDO^{2,3} e MARLIES SAZIMA²

(recebido: 5 de agosto de 2004; aceito: 24 de março de 2005)

ABSTRACT – (Species of *Vanhouttea* Lem. and *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) pollinated by hummingbirds: interactions related with plant habitat and nectar). Hummingbird pollination was suggested for *Sinningia* and *Vanhouttea* species based on floral features. However, there is still a lack of information about pollination biology. Here we report observations about floral biology and hummingbird-pollination of three *Vanhouttea* and three *Sinningia* species. The flowers are tubular, red and scentless. The pairwise comparison of corolla size results in two groups formed by: *V. hilariana*, *V. brueggeri* and *S. gigantifolia* which have bigger corollas than those of *V. calcarata*, *S. cochlearis*, and *S. tuberosa*. The nectar volume secreted during 24 hours by *Vanhouttea* species ($21.8 \pm 13.2 \mu\text{L}$) was higher than that of *Sinningia* species ($6.3 \pm 5.7 \mu\text{L}$). As well, the sugar amount produced by *Vanhouttea* species ($6.1 \pm 3.9 \text{ mg}$) was higher than that produced by *Sinningia* species ($1.8 \pm 1.6 \text{ mg}$). These differences on nectar production may be correlated with the distinct size of nectar glands in both genera. The hummingbirds *Clytolaema rubricauda*, *Leucochloris albicollis*, *Stephanoxis lalandi* (Trochilinae), *Phaethornis eurynome* and *P. pretrei* (Phaethornithinae) were the main pollinators of *Vanhouttea* and *Sinningia* species. The group of hummingbird pollinators (Trochilinae or Phaethornithinae) seems to be determined by the habitat of each plant species, while the frequency of visits seems to be mainly determined by nectar features.

Key words - frequency of visits, Gesneriaceae, hummingbirds, nectar, Sinningieae

RESUMO – (Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar). Com base nas características florais tem sido inferida a polinização por beija-flores na maioria das espécies de *Sinningia* e *Vanhouttea*, entretanto, informações detalhadas sobre a biologia da polinização são restritas a poucas espécies. Neste estudo são apresentadas as observações sobre a biologia da polinização e as espécies de beija-flores polinizadores, relacionando as características do néctar com o comportamento desses beija-flores em três espécies de *Vanhouttea* e três de *Sinningia*. As flores são tubulosas, avermelhadas e inodoras. Em relação ao tamanho da corola estas espécies formam dois grupos morfológicos, sendo as corolas em *V. hilariana*, *V. brueggeri* e *S. gigantifolia* significativamente maiores que em *V. calcarata*, *S. cochlearis* e *S. tuberosa*. O volume de néctar secretado durante 24 horas pelas espécies de *Vanhouttea* ($21,8 \pm 13,2 \mu\text{L}$) é maior que nas espécies de *Sinningia* ($6,3 \pm 5,7 \mu\text{L}$). Assim também, a quantidade de açúcares produzida pelas espécies de *Vanhouttea* é mais alta ($6,1 \pm 3,9 \text{ mg}$) e difere significativamente das espécies de *Sinningia* ($1,8 \pm 1,6 \text{ mg}$). Estas diferenças nas características do néctar podem estar relacionadas com a variação do tamanho das glândulas nectaríferas entre os dois gêneros. Cinco espécies de beija-flores, *Leucochloris albicollis*, *Stephanoxis lalandi*, *Clytolaema rubricauda* (Trochilinae), *Phaethornis pretrei* e *P. eurynome* (Phaethornithinae), são os principais polinizadores das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia*. O grupo de beija-flores polinizadores (Trochilinae ou Phaethornithinae) de cada espécie parece ser determinado pelo hábitat da planta, mais do que pelo tamanho do tubo da corola, enquanto que a frequência de visitas dos beija-flores às flores, parece ser determinada, principalmente, pelas características do néctar.

Palavras-chave - beija-flores, frequência de visitas, Gesneriaceae, néctar, Sinningieae

Introdução

Com base em dados moleculares foi proposto recentemente que os gêneros *Sinningia*, *Vanhouttea* e

Paliavana formam uma tribo monofilética, denominada Sinningieae (Smith *et al.* 1997, Zimmer *et al.* 2002). Esta tribo possui centro de diversidade no sudeste brasileiro e é constituída por aproximadamente 80 espécies (Perret *et al.* 2003). Dados de filogenia molecular demonstram que *Vanhouttea* e *Paliavana* são parafiléticos, sendo sugerida a inclusão das espécies desses gêneros em *Sinningia* (Smith *et al.* 1997, Perret *et al.* 2003). Entretanto, novas modificações sistemáticas neste grupo ainda não são possíveis, principalmente, devido à grande variação morfológica destes gêneros (A. Chautems, dados não publicados), bem como pelo

1. Parte da tese de Doutorado de I. SanMartin-Gajardo, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica.
2. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.
3. Autor para correspondência: igajardo@click21.com.br

fato de certos clados na filogenia molecular serem fracamente sustentados (*i.e.* clado *Sinningia* - Perret *et al.* 2003). Neste contexto, estudos comparativos da biologia floral de espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* e a sua relação com os polinizadores podem fornecer dados para indicar as tendências evolutivas destes gêneros dentro de *Sinningieae*.

Espécies nesta tribo possuem flores tubulosas a campanuladas, na sua grande maioria de coloração avermelhada e com variação na forma e na quantidade de nectários. Com base nas características florais como forma da corola, coloração e ausência de odor, é inferida a polinização por beija-flores em todas as espécies de *Vanhouttea* e em aproximadamente 67% das espécies de *Sinningia* (Perret *et al.* 2003). Entretanto, estudos sobre a biologia da polinização e o sistema reprodutivo na família Gesneriaceae são escassos (Endress 1994, Franco & Buzato 1992), havendo informações esparsas sobre algumas espécies (Buzato *et al.* 2000, Sazima *et al.* 1996). Outro aspecto a considerar é a grande variação na forma das glândulas nectaríferas nas espécies desses gêneros, o que é característico da família Gesneriaceae (Wiehler 1983). As causas para a proliferação de formas do nectário na família não são claras até o momento (Wiehler 1983) e há poucos estudos que correlacionem as diversas formas de nectário com a produção de néctar e/ou o tipo de polinizador. Tendo em vista estes aspectos, os objetivos específicos deste estudo foram: (i) comparar as características florais entre *Vanhouttea hilariana*, *V. brueggeri*, *V. calcarata*, *Sinningia tuberosa*, *S. gigantifolia* e *S. cochlearis* e (ii) relacionar o hábitat das espécies, as características morfológicas das flores e a produção de néctar com o grupo e a frequência dos beija-flores polinizadores.

Material e métodos

As espécies *Sinningia tuberosa*, *Vanhouttea hilariana* e *V. brueggeri* foram estudadas no Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), MG (21°42'S e 43°53'W), a 1.300 m de altitude em campos rupestres, em bordas de matas ciliares e em capões de mata, unidades vegetacionais comuns na área do PEI (Rodela 1998). *Sinningia gigantifolia*, *V. calcarata* e *S. cochlearis* foram estudadas no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (Parnaso), RJ (22°27'S e 43°01'W), em diferentes altitudes (1.460, 1.750 e 2.100 m, respectivamente) na trilha de acesso à Pedra do Sino. *Sinningia gigantifolia* ocorre exclusivamente no interior da floresta ombrófila densa montana e *V. calcarata* em afloramentos rochosos de áreas abertas próximas dessa floresta (*sensu* IBGE 1992). *Sinningia*

cochlearis ocorre entre rochas nos campos de altitude (Safford 1999).

As observações de campo sobre *S. tuberosa*, *V. hilariana* e *V. brueggeri* foram realizadas em janeiro, março-maio de 2000 e janeiro, fevereiro e abril de 2001 e, sobre *S. gigantifolia*, *V. calcarata* e *S. cochlearis* em março, novembro-dezembro de 2000, fevereiro de 2001 e janeiro de 2002. Exsicatas dessas espécies foram depositadas no herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC 113860, 113861, 11254, 11258, 132327, 109341) como material testemunho.

Informações sobre horário de abertura, duração da flor, bem como mudanças de posição das estruturas florais foram registradas através de observação direta no campo em 10 flores de cada espécie previamente marcadas. Atributos florais como posição da flor na planta, dimensões, formato, odor e cor, foram registrados *in situ* e fotografados. A viabilidade do pólen foi estimada através da contagem de grãos corados por carmim acético (Radford *et al.* 1974) e a receptividade do estigma foi verificada com peróxido de hidrogênio (H₂O₂) a 10 V. (Zeisler 1938), ambos testados ao longo do período da antese. O sistema reprodutivo foi estudado apenas nas espécies de *Vanhouttea* e *S. tuberosa* segundo métodos de Radford *et al.* (1974). Para este fim, foram marcados e ensacados botões que após a antese foram submetidos aos seguintes tratamentos: polinização cruzada, autopolinização manual e espontânea. Para os experimentos de polinização cruzada foram utilizadas flores emasculadas na pré-antese. Além desses tratamentos, flores foram marcadas e mantidas em condições naturais (controle). Em todos os tratamentos foi quantificado o número de frutos formados. O teste Qui-quadrado foi utilizado para verificar se ocorreu diferença significativa entre os tratamentos (Zar 1996).

Para o estudo da morfologia dos nectários foram coletadas flores de diferentes indivíduos e fixadas em FAA (n = 10 a 16, tabela 1). As glândulas nectaríferas de cada flor foram medidas com auxílio de lupa (Leica MZ8) provida de escala na ocular. A altura (A), a largura (L) e a espessura (E) de cada glândula foram utilizadas para estimar o volume do nectário de cada flor e apresentado em mm³ (A × L × E, modificado de Davis *et al.* 1996). O néctar foi coletado uma única vez em flores nas fases masculina (n = 14 a 19, tabela 1) e feminina (n = 13 a 18, tabela 1), previamente ensacadas por 24 horas. A concentração de açúcares no néctar foi medida com auxílio de refratômetro manual (Atago HSR 500, Japan, 0-90%) e o volume com microseringa (Hamilton, Nevada, USA, 50 µL). A concentração de açúcares no néctar foi transformada em gramas para cálculo da produção de açúcar (Bolten *et al.* 1979).

A existência de diferenças nas dimensões da corola e no nectário, no volume do néctar e na concentração e na quantidade de açúcares entre as seis espécies foram verificadas através de análise de variância (ANOVA), sendo aplicado *post hoc* o teste de Scheffé para distinguir as médias diferentes (Zar 1996). O teste *t* foi utilizado para comparar a

Tabela 1. Características florais das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* da Serra do Ibitipoca, MG e da Serra dos Órgãos, RJ. Os valores numéricos representam média \pm intervalo de confiança 95%. A quantidade de flores amostradas (n) é igual para as medidas de comprimento e diâmetro do tubo da corola e para concentração e quantidade de açúcares. Letras iguais na mesma linha indicam que não ocorrem diferenças significativas pelo teste de Scheffé *post hoc*.

Table 1. Floral features of *Vanhouttea* and *Sinningia* species at Serra do Ibitipoca, MG and Serra dos Órgãos, RJ. The values represent mean \pm 95% confidence interval. Number of flowers sampled (n) is the same for corolla tube length and diameter, and for sugar amount and concentration. Values on the same line followed by the same letter are not statistically different upon Scheffé *post hoc* test.

Espécie	<i>V. hilariana</i>	<i>V. brueggeri</i>	<i>V. calcarata</i>	<i>S. gigantifolia</i>	<i>S. cochlearis</i>	<i>S. tuberosa</i>
Comprimento do tubo da corola (mm)	36,6 \pm 0,9 ^a (n = 30)	35,9 \pm 0,9 ^a (n = 30)	28,6 \pm 0,8 ^b (n = 37)	38,9 \pm 1,2 ^a (n = 34)	26,4 \pm 0,7 ^b (n = 35)	28,1 \pm 1,0 ^b (n = 31)
Diâmetro do tubo da corola (mm)	4,7 \pm 0,4 ^a	5,3 \pm 0,3 ^a	3,4 \pm 0,3 ^b	5,0 \pm 0,2 ^a	3,9 \pm 0,2 ^b	3,2 \pm 0,2 ^b
Volume de néctar (μ L)	19,5 \pm 3,6 ^a (n = 30)	21,2 \pm 4,2 ^a (n = 30)	24,1 \pm 5,3 ^a (n = 37)	10,1 \pm 2,1 ^b (n = 27)	7,0 \pm 2,2 ^b (n = 31)	2,6 \pm 0,6 ^b (n = 32)
Açúcares (mg)	6,0 \pm 1,2 ^a (n = 30)	6,4 \pm 1,4 ^a (n = 30)	6,0 \pm 1,4 ^a (n = 37)	2,5 \pm 0,6 ^b (n = 27)	2,0 \pm 0,7 ^b (n = 27)	0,9 \pm 0,3 ^b (n = 25)
Concentração de açúcares (%)	28,1 \pm 1,3 ^a	26,9 \pm 1,2 ^{ab}	23,1 \pm 2,1 ^b	22,4 \pm 1,1 ^b	22,5 \pm 1,9 ^b	25,7 \pm 3,0 ^{ab}
Tamanho do nectário (mm ³)	4,1 \pm 0,9 ^a (n = 10)	4,8 \pm 1,0 ^a (n = 10)	4,3 \pm 0,7 ^a (n = 10)	1,9 \pm 0,3 ^b (n = 10)	2,4 \pm 0,4 ^b (n = 16)	1,4 \pm 0,3 ^b (n = 14)

produção de néctar entre as fases masculina e feminina. O teste de correlação de Pearson foi usado para verificar se há relação entre o tamanho do nectário e a secreção de néctar (volume e quantidade de açúcares).

As espécies de beija-flores visitantes foram observadas à vista desarmada ou com auxílio de binóculos e visitas às flores foram fotografadas (Buzato *et al.* 2000). Estas atividades foram realizadas durante o início, o pico e o final da floração das espécies. Foram registrados o horário, a frequência e a duração das visitas, bem como o comportamento dos beija-flores ao explorar as flores, sua permanência ou não nas proximidades da planta e as interações com indivíduos da mesma ou de outras espécies de beija-flores. Identificações dos beija-flores foram confirmadas através das descrições e ilustrações de Grantsau (1989).

Resultados

As espécies *Vanhouttea hilariana* e *V. brueggeri* são arbustivas e ocorrem, principalmente, em afloramentos rochosos em áreas abertas, entretanto, há alguns agrupamentos dessas espécies que ocorrem em borda de mata. Essas espécies apresentam floração sincrônica e longa (três a seis meses) de novembro a maio. *Vanhouttea calcarata* é um arbusto de afloramentos rochosos em áreas abertas (figura 1B) e floresce por, aproximadamente, três meses, de fevereiro a abril. *Sinningia cochlearis* é herbácea (figura 1A),

ocorre em locais sombreados entre rochas de granito em campos de altitude (ca. 2.000 m) e sua floração é curta, cerca de um mês, entre janeiro e fevereiro. *Sinningia gigantifolia* e *S. tuberosa* são herbáceas, ocorrem em paredões rochosos próximos a cursos de água ou matas ciliares e florescem por longo período (quatro a seis meses) de janeiro a abril e de janeiro a junho, respectivamente.

As flores de *Vanhouttea hilariana*, *V. brueggeri* e *V. calcarata* (figura 1C) são isoladas ou com até quatro flores por axila e cada indivíduo pode apresentar de 10 a 30 flores em antese por dia, dependendo do porte da planta. As espécies de *Sinningia* apresentam tubérculos bem desenvolvidos dos quais brotam os caules. Em *S. cochlearis* os caules variam de um a cinco, medem de 5 a 50 cm de altura e sustentam inflorescências do tipo racemo (figura 1A), cada uma podendo desenvolver cinco a 50 flores por dia. Em *S. gigantifolia* desenvolvem-se um ou dois caules que medem de 0,3 a 1 m de comprimento e apresentam inflorescências do tipo racemo de cimeiras, cada uma com três a 10 flores por dia. Cada indivíduo de *S. tuberosa* pode apresentar de uma a 20 flores em antese por dia, que brotam isoladamente de diferentes gemas do tubérculo e possuem pedúnculo de 10 a 15 cm de comprimento.

As flores das seis espécies são avermelhadas, inodoras e tubulosas, sendo o comprimento e o diâmetro

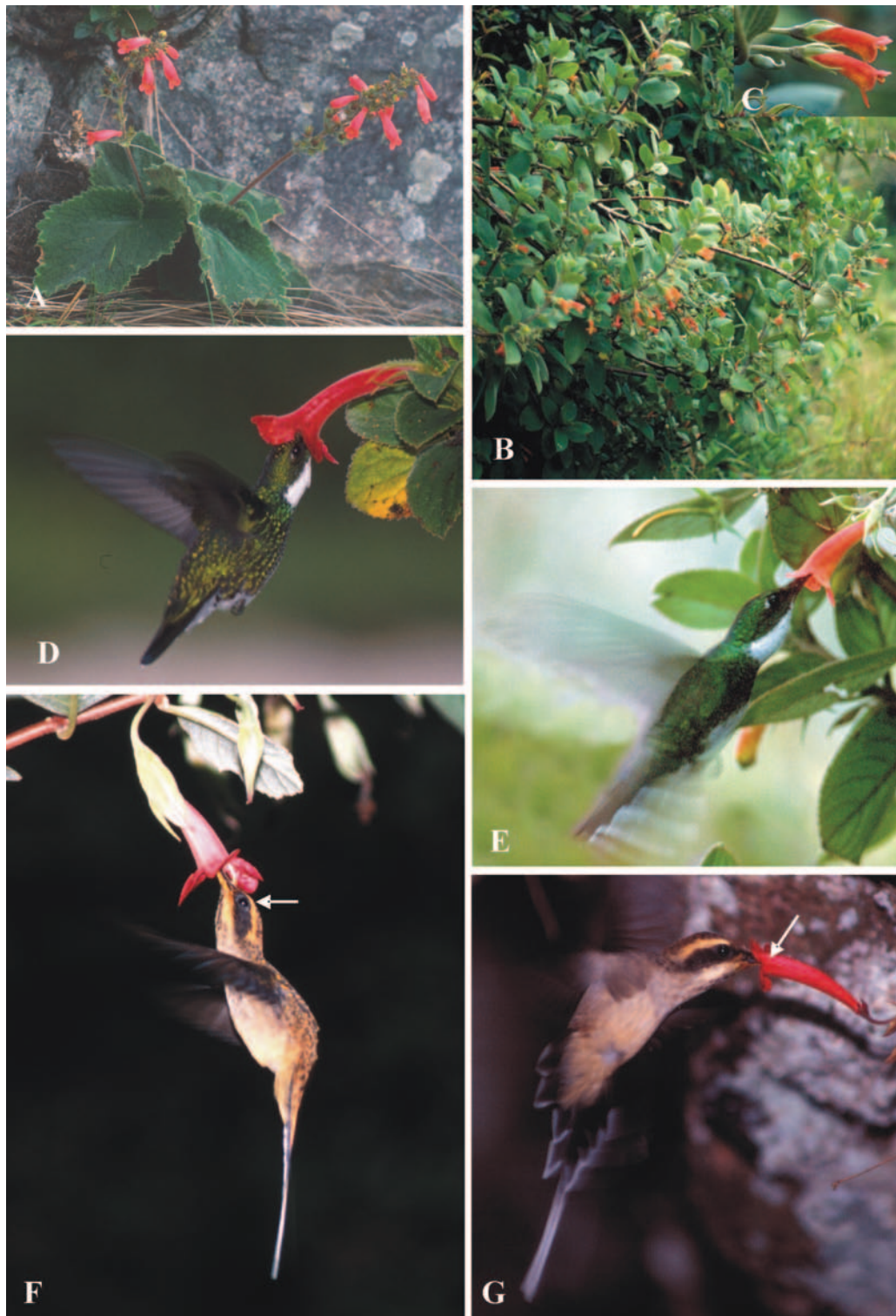


Figura 1. *Sinningia cochlearis* (A) com duas inflorescências e várias flores. Hábito arbustivo de *Vanhouttea calcarata* (B) e detalhe das flores axilares (C). *Leucochloris albicollis* visitando flores de *V. hilariana* (D) e *V. calcarata* (E). *Phaethornis eurynome* visitando flores de *V. brueggeri* (F) e *S. tuberosa* (G). Notar que em flores de tubo longo as estruturas reprodutivas tocam a frente do beija-flor (D, F, seta) e em flores cujo tubo é menor o contato ocorre na base da maxila (E, G, seta).

Figure 1. *Sinningia cochlearis* (A) with two inflorescences and several flowers. Shrubby habit of *Vanhouttea calcarata* (B) and detail of axillary flowers (C). *Leucochloris albicollis* visiting flowers of *V. hilariana* (D) and *V. calcarata* (E). *Phaethornis eurynome* visiting flowers of *V. brueggeri* (F) and *S. tuberosa* (G). Note that in long corollas the reproductive structures touch the hummingbird's front (D, F, arrow), and in short corollas the contact occurs at the base of the bill (E, G, arrow).

da corola de *V. hilariana*, *V. brueggeri* e *S. gigantifolia* significativamente maiores que em *V. calcarata*, *S. cochlearis* e *S. tuberosa* ($F_{\text{compr.}} = 131,2$; $F_{\text{diâm.}} = 43,2$; $df = 5$, $p < 0,05$), separando estas espécies em dois grupos morfológicos com relação a este caracter (tabela 1). Além disso, as flores apresentam antese diurna e protandria combinada com hercogamia (i.e., separação temporal e espacial das estruturas reprodutivas). As flores das espécies de *Vanhouttea* duram cerca de cinco dias e as de *Sinningia* dois a três dias. No início da antese, as anteras estão localizadas na parte superior da abertura da corola, caracterizando a fase masculina. O pólen exposto em mássulas é retirado gradativamente durante as visitas dos beija-flores e, aos poucos, os filetes começam a murchar retraindo as anteras. Nesta ocasião, o estilete aumenta em comprimento e o estigma torna-se evidente, ocupando o lugar das anteras e caracterizando a fase feminina. O estigma permanece receptivo durante toda a antese (desde o início da abertura do botão até a queda da corola), entretanto, após o alongamento do estilete ocorre aumento da superfície receptiva. Os grãos de pólen apresentam cerca de 99% de viabilidade durante todo o período da fase masculina. Os resultados dos tratamentos de polinização indicam que as espécies de *Vanhouttea* e *S. tuberosa* são autocompatíveis, uma vez que desenvolveram frutos após autopolinização manual, no entanto não ocorreu formação de frutos no tratamento de autopolinização espontânea (tabela 2). A porcentagem de frutos produzidos não apresentou diferença significativa entre os tratamentos de autopolinização e polinização cruzada.

Os nectários estão localizados na base da corola e apresentam marcada variação inter e intra-específica na quantidade e disposição das glândulas entre as espécies estudadas (figura 2). Em mais de 75% das flores examinadas ($n = 30$ por espécie) das espécies de

Vanhouttea o nectário constitui-se de cinco glândulas separadas e em cerca de 25% das flores, de duas glândulas dorsais fundidas e três separadas ao redor do ovário (figura 2A). O tamanho do nectário nas três espécies é de, aproximadamente, $4,5 \text{ mm}^3$ (tabela 1). Nas espécies de *Sinningia* ocorre maior variação em relação ao número e disposição das glândulas que formam o nectário. Assim, em *S. cochlearis* pode ocorrer uma glândula dorsal grande, ou esta em conjunto com uma glândula ventral (35% das flores examinadas, $n = 23$), ou uma glândula dorsal e outra ventral em conjunto com duas glândulas laterais pequenas (20% das flores examinadas - figura 2B). Em *S. gigantifolia* e *S. tuberosa* há uma glândula dorsal na maioria das flores e em 30% das flores, além da dorsal há uma glândula ventral pequena (figura 2C). O tamanho médio do nectário nas espécies de *Sinningia* é significativamente menor que em *Vanhouttea* (tabela 1).

O néctar é produzido desde a pré-antese até a queda da corola e se acumula em uma câmara pequena na base da corola. O volume de néctar produzido é semelhante nas fases feminina e masculina nas seis espécies. Entretanto, o volume secretado por dia pelas espécies de *Vanhouttea* (média = $21,8 \pm 13,2 \text{ }\mu\text{L}$) foi maior que nas espécies de *Sinningia* (média = $6,3 \pm 5,7 \text{ }\mu\text{L}$), sendo a média do volume de néctar diferente nas seis espécies ($F = 24,2$; $df = 5$, $p < 0,05$; tabela 1). A concentração do néctar na maior parte das espécies de *Vanhouttea* é mais alta (média = $6,1 \pm 3,9 \text{ mg}$) em relação às espécies de *Sinningia* (média = $1,8 \pm 1,6 \text{ mg}$; $F = 17,4$; $df = 5$, $p < 0,05$; tabela 1), embora a variação na concentração de açúcares no néctar das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* não forme dois grupos claramente distintos (tabela 1). O tamanho do nectário apresentou correlação positiva com o volume de néctar ($r = 0,60$; $p < 0,05$) e a quantidade de açúcares ($r = 0,58$; $p < 0,05$) nas seis espécies.

Tabela 2. Porcentagem de frutos maduros produzidos a partir de autopolinização espontânea, autopolinização e polinização cruzada (manuais) e flores em condições naturais (controle) nas três espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia tuberosa*. Número de frutos/flores em parênteses.

Table 2. Percentage of fruit-set from spontaneous pollination, hand self- and cross-pollinations and open pollination (control) of three *Vanhouttea* species and *Sinningia tuberosa*. Numbers of fruits/flowers in parenthesis.

Tratamentos	<i>V. hilariana</i>	<i>V. brueggeri</i>	<i>V. calcarata</i>	<i>S. tuberosa</i>
Autopolinização espontânea	0 (0/30)	0 (0/30)	0 (0/20)	0 (0/11)
Autopolinização	52 (11/21)	41 (9/22)	43 (6/14)	30 (6/20)
Polinização cruzada	52 (12/23)	45 (9/20)	50 (5/10)	47 (8/17)
Controle	67 (16/24)	43 (13/30)	60 (9/15)	39 (7/18)

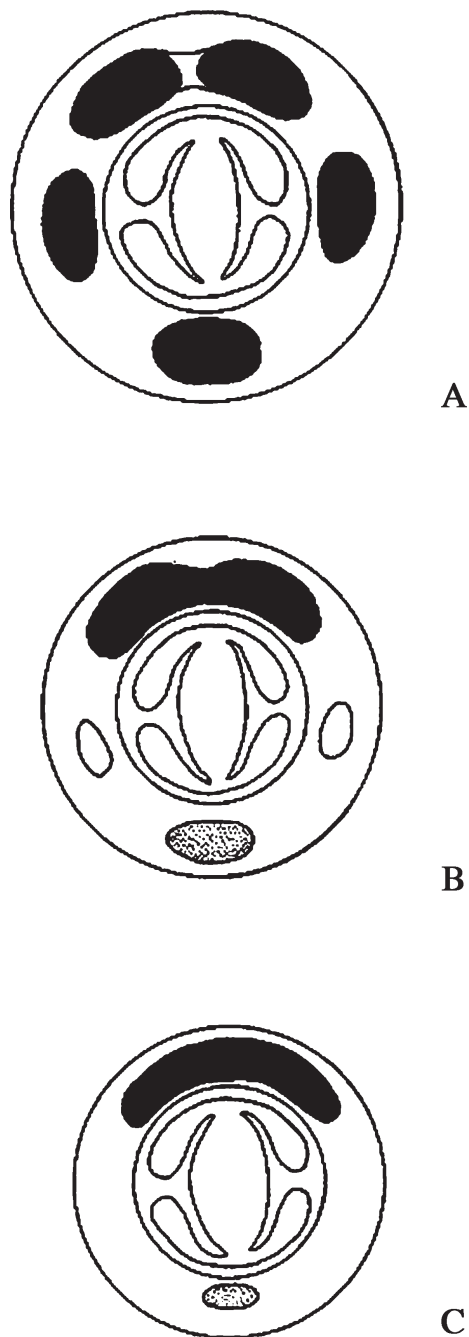


Figura 2. Forma dos nectários das três espécies de *Vanhouttea* (A), *Sinningia cochlearis* (B) e *S. gigantifolia* e *S. tuberosa* (C). Em cerca de 75% das flores das seis espécies predomina a forma de glândulas assinaladas em preto (A, B, C), no restante das flores podem ocorrer formas em preto e branco (A), em preto, branco e pontilhado (B) e em preto e pontilhado (B, C).

Figure 2. Nectary shapes of the three *Vanhouttea* species (A), *Sinningia cochlearis* (B) and *S. gigantifolia* and *S. tuberosa* (C). In about 75% of the flowers of the six species predominate the shape in black (A, B, C), and in the remaining may occur the black and white shape (A), the black, white and dotted shape (B) and the black and dotted shape (B, C).

Cinco espécies de beija-flores foram os principais polinizadores das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* (tabela 3). Durante a visita às flores os beija-flores permaneceram 1 - 4 segundos para sorver o néctar, ocasião em que podem contatar as estruturas reprodutivas com a fronte (figura 1D, F) ou com a base da maxila (figura 1E, G). Em cada turno de visita as aves exploraram 2 - 30 flores da mesma planta ou de indivíduos próximos.

Os indivíduos de *Vanhouttea hilariana* e *V. brueggeri* localizados nos afloramentos rochosos foram visitados, predominantemente, por *Leucochloris albicollis* (figura 1D, tabela 3). Esta espécie de beija-flor apresentou comportamento territorialista, expulsando outros beija-flores que se aproximavam dos agrupamentos de *Vanhouttea*, além disso, vocalizava intensamente enquanto pousado próximo às plantas. Os indivíduos destas espécies de *Vanhouttea* que se encontravam próximos à borda da mata foram, predominantemente, visitados por *Phaethornis pretrei* e *P. eurynome* (figura 1F, tabela 3). Essas duas espécies de beija-flores realizaram visitas ao longo do dia e mantiveram intervalos de visita de 50 a 70 minutos, característico do comportamento de forrageamento em rotas. Em *V. calcarata*, os beija-flores *Stephanoxis lalandi* e *L. albicollis* (figura 1E) foram os principais polinizadores, seguidos de *Phaethornis eurynome* e *Clytolaema rubricauda* (tabela 3). A frequência de visitas dos beija-flores às populações de *Vanhouttea* foi alta, principalmente em *V. calcarata* (1,4 visitas por hora), se comparadas às de *Sinningia* (tabela 3).

As flores de *S. gigantifolia* foram polinizadas exclusivamente por *Phaethornis eurynome* (tabela 3). Esta espécie de beija-flor realizou visitas ao longo do dia em intervalos regulares de aproximadamente uma hora, próprio do comportamento de forrageamento em rotas. Os beija-flores *L. albicollis*, *Clytolaema rubricauda* e *Stephanoxis lalandi* foram os polinizadores de *S. cochlearis*, ao passo que *Phaethornis pretrei* e *P. eurynome* foram os principais polinizadores de *S. tuberosa* (figura 1G, tabela 3). Em *S. cochlearis* e *S. tuberosa* as visitas foram esparsas, uma a três por dia, sendo a frequência de visitas bem mais baixa do que em *S. gigantifolia* (tabela 3).

Discussão

A fenologia das espécies estudadas apresenta padrão anual de floração (*sensu* Newstrom *et al.* 1994), comum à maioria das espécies da tribo Sinningieae (A. Chautems, dados não publicados). Nas espécies de

Tabela 3. Frequência de visitas dos beija-flores às espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* na Serra do Ibitipoca (MG) e na Serra dos Órgãos (RJ). O primeiro número refere-se à quantidade de visitas e o número entre parênteses à frequência relativa de visitas (%) por espécie de planta. ^aVisitas a indivíduos em áreas abertas; ^bVisitas a indivíduos em áreas de mata.

Table 3. Frequency of hummingbird visits to *Vanhouttea* and *Sinningia* species at Serra do Ibitipoca, MG and Serra dos Órgãos, RJ. The first number indicates the amount of visits and in parenthesis the relative frequency (%) per plant species. ^aVisits to individuals in open areas; ^bVisits to individuals in forest areas.

Espécies	<i>V. hilariana</i>	<i>V. brueggeri</i>	<i>V. calcarata</i>	<i>S. gigantifolia</i>	<i>S. cochlearis</i>	<i>S. tuberosa</i>
Trochilinae						
<i>Leucochloris albicollis</i>	26 (62) ^a	20 (39) ^a	14 (34) ^a	-	3 (50) ^a	-
<i>Stephanoxis lalandi</i>	-	-	16 (39) ^a	-	1 (16,6) ^a	-
<i>Clytolaema rubricauda</i>	-	-	5 (12) ^a	-	2 (33,4) ^a	-
Não identificado	5 (12) ^a	4 (8) ^a	-	-	-	1 (7,7) ^b
Phaethornithinae						
<i>Phaethornis pretrei</i>	5 (12) ^b	9 (18) ^b	-	-	-	8 (61,5) ^b
<i>Phaethornis eurynome</i>	6 (14) ^b	18 (35) ^b	6 (15) ^a	19 (100)	-	4 (30,8) ^b
Horas de observação	44	58	30	30	25	50
Frequência de visitas h ⁻¹	0,95	0,88	1,4	0,63	0,24	0,26

Vanhouttea, em *S. gigantifolia* e *S. tuberosa* a floração longa se aproxima ao tipo “steady-state” definida por Gentry (1974). Este tipo de floração é comumente associado ao comportamento de forrageamento em rotas, característico de algumas espécies de beija-flores (Stiles 1975, Feinsinger & Colwell 1978). As flores destas espécies produzem néctar em quantidades moderadas, obrigando os polinizadores a visitarem diversas flores e a se deslocarem entre vários indivíduos por suas rotas de forrageamento (Heinrich & Raven 1972). Em contraste, *S. cochlearis* se diferencia das outras espécies, pois seu pico de floração é curto e apresenta muitas flores por dia, padrão definido como “cornucópia” por Gentry (1974). Nesta estratégia de floração há concentração de recursos, o que estimula as visitas dos beija-flores, uma vez que os campos de altitude abrigam poucas espécies ornitófilas (Freitas & Sazima 2001). As espécies ornitófilas das áreas abertas de altitude do bioma Floresta Atlântica parecem constituir um recurso complementar para os beija-flores, uma vez que estas aves utilizam, principalmente, espécies da floresta de altitude adjacente (Freitas & Sazima 2001).

Corolas tubulosas com coloração predominantemente avermelhada, antese diurna e ausência de odor, são aspectos destas espécies que concordam com a definição de ornitofilia de Faegri & Van der Pijl (1980). A morfologia das estruturas reprodutivas e a sua mudança de posição durante a antese são muito semelhantes nas seis espécies, muito comuns nas espécies de Gesneriaceae neotropicais

(Wiehler 1983), bem como em algumas espécies da tribo Sinningieae (SanMartin-Gajardo 2004, SanMartin-Gajardo & Sazima 2004). Em relação aos dois grupos morfológicos distintos, as diferenças no comprimento do tubo da corola parecem não influenciar o grupo de beija-flores visitantes destas espécies, embora beija-flores Phaethornithinae tenham sido associados, freqüentemente, à polinização de flores com corola longa e Trochilinae, à flores com corola curta (Stiles 1975). Por outro lado, as diferenças no comprimento e no diâmetro do tubo da corola influenciam o local de deposição de pólen em determinado beija-flor, como é o caso de *Phaethornis eurynome* que, ao visitar *V. brueggeri*, recebe pólen na frente (figura 1F) e na base da maxila ao visitar *S. tuberosa* (figura 1G). Portanto, apesar da sobreposição no período de floração, não ocorre mistura de pólen nestas espécies. Nas espécies sincronopáticas, *V. brueggeri* e *V. hilariana*, ambas com diâmetro da corola amplo, a deposição de pólen ocorre na frente das diversas espécies de beija-flores, promovendo mistura de pólen entre estas espécies. A semelhança nos atributos florais, a sobreposição do período de floração e a proximidade das populações, somadas à mistura de pólen promovida pelos beija-flores entre *V. brueggeri* e *V. hilariana*, apoia a hipótese de Chautems (2002) de que indivíduos encontrados na área de estudo, com características intermediárias entre estas duas espécies, sejam híbridos naturais.

A autocompatibilidade que ocorre nas três espécies de *Vanhouttea* também reforça a hipótese de hibridação

natural entre *V. brueggeri* e *V. hilariana*, pois segundo Ellstrand *et al.* (1996) grupos taxonômicos que possuem autocompatibilidade são predispostos à formação e manutenção de híbridos. Embora autocompatibilidade seja característica das espécies da tribo Sinningieae (Clayberg 1968, SanMartin-Gajardo & Sazima 2004), a ausência da formação de frutos no tratamento de autopolinização espontânea indica que a combinação de protandria com hercogamia impede autopolinizações. Porém, polinizações geitonogâmicas podem ocorrer, pois frequentemente flores em diferentes fases (masculinas e femininas) ocorrem em um único indivíduo. Neste caso, o comportamento de forrageamento em rotas dos beija-flores Phaethornithinae pode ser decisivo para favorecer polinização cruzada entre estas espécies (Feinsinger 1983).

A variação na morfologia e na quantidade de nectários das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* é característica de vários gêneros da família Gesneriaceae (Kvist & Skog 1992, Wiehler 1983). No entanto, a variação interespecífica na quantidade e na morfologia das glândulas nectaríferas poderia ser reflexo da plasticidade genética desta característica, tal como encontrado em espécies do gênero *Brassica* por Davis *et al.* (1996). A variação na morfologia dos nectários entre indivíduos da mesma espécie tem sido fracamente documentada em angiospermas (Davis *et al.* 1996), principalmente, devido à baixa quantidade de flores e de espécimes utilizados em estudos sobre a morfologia dos nectários (G. Bernardello, dados não publicados).

O volume médio de néctar produzido pelas espécies de *Vanhouttea* é semelhante ao de espécies de Gesneriaceae da Costa Rica estudadas por Stiles & Freeman (1993) e de outras espécies ornitófilas de comunidades neotropicais (Snow & Snow 1980, 1986, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima *et al.* 1996). No entanto, o volume médio de néctar secretado pelas espécies de *Sinningia* estudadas é muito reduzido, semelhante ao de *S. douglasii* (6 μ L, Sazima *et al.* 1996) e *S. allagophylla* (2-3 μ L, L. Freitas, dados não publicados), e ao de outras espécies de Gesneriaceae do sudeste do Brasil polinizadas por beija-flores como *Nemanthanthus fritschii* (Franco & Buzato 1992), *N. fornix* (3 μ L, Sazima *et al.* 1996) e *Besleria longimucronata* (2-5 μ L, SanMartin-Gajardo & Freitas 1999). A média da concentração de açúcares no néctar nas espécies estudadas é semelhante ao de outras espécies polinizadas por beija-flores em comunidades neotropicais (Snow & Snow 1986, Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima *et al.* 1996, Buzato *et al.* 2000). No entanto, entre as espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia*

estudadas a quantidade de açúcares difere, refletindo a variação do volume secretado por estas espécies. A correlação positiva entre tamanho de nectário, volume de néctar e quantidade de açúcares, sugere que a diferença na secreção de néctar entre as espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* pode estar associada ao tamanho das glândulas. Correlações positivas entre o tamanho do nectário e a quantidade de néctar também foi encontrada para alguns gêneros da família Rosaceae (Weryszko-Chmielewska *et al.* 2003), bem como em várias espécies de Lamiaceae (Dafni *et al.* 1988). Entretanto, estudos sobre nectários em outras espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* são necessários para confirmar se estas correlações representam um padrão.

As cinco espécies de beija-flores polinizadores das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* são comumente registradas em comunidades ornitófilas de áreas de altitude na mata Atlântica próximas ao litoral (Sazima *et al.* 1996, Buzato *et al.* 2000), bem como em campos rupestres (Vasconcelos & Lombardi 2001). A sobreposição no uso do recurso por *L. albicollis* e as duas espécies de *Phaethornis* provavelmente está relacionada ao tamanho e à morfologia das flores que as torna acessíveis aos visitantes, bem como ao comportamento de forrageamento generalista de *L. albicollis* (Sazima *et al.* 1996).

Neste estudo, o grupo de beija-flores polinizadores (Trochilinae e/ou Phaethornithinae) parece ser determinado pelo hábitat de cada espécie vegetal. Por exemplo, *S. gigantifolia*, que ocorre, predominantemente, em áreas de mata é polinizada exclusivamente por Phaethornithinae, enquanto *S. cochlearis*, que ocorre em áreas abertas, é polinizada exclusivamente por Trochilinae. Ainda mais claro é o exemplo de *V. brueggeri*, que apresenta maior quantidade de visitas de *P. eurynome* nos indivíduos em áreas na borda da mata, e de *L. albicollis* em áreas abertas. A distinção de hábitat por diferentes grupos de beija-flores é fato bastante conhecido (Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1975). Por outro lado, a frequência de visitas dos beija-flores em cada espécie parece ser determinada, principalmente, pela quantidade de néctar secretado (volume e quantidade de açúcares), pois as espécies de *Vanhouttea* que produzem mais néctar são visitadas com mais frequência do que as espécies de *Sinningia* que secretam pequenas quantidades de néctar. Portanto, a taxa de produção de néctar destas espécies parece estar influenciando o comportamento de visita dos beija-flores, fato também registrado para beija-flores polinizadores de *Ipomopsis aggregata*

(Mitchell & Waser 1992) e em experimentos de laboratório realizados por Garrison & Gass (1999).

Dentre os dados de biologia floral e polinizadores das espécies de *Vanhouttea* e *Sinningia* estudadas, duas características separam estes gêneros: tamanho dos nectários e produção de néctar. Estes caracteres poderiam indicar que o gênero *Vanhouttea* é um grupo monofilético dentro da tribo Sinningieae. Porém, este resultado é contrário à hipótese filogenética proposta por Perret *et al.* (2003), que apresentam *Vanhouttea* como um grupo parafilético. Neste caso, análises filogenéticas que associem caracteres morfológicos e moleculares poderiam fornecer uma hipótese evolutiva mais robusta para as espécies da tribo Sinningieae.

Agradecimentos – Aos professores Drs. Alain Chautems, Gabriel Bernardello, João Semir, Volker Bittrich e Dras. Eliana Regina Forni-Martins e Silvana Buzato pelas sugestões na versão inicial do manuscrito; à Capes, Fapesp e ao CNPq pelos recursos financeiros concedidos; ao Instituto Florestal de Minas Gerais e Ibama pelas autorizações de coleta e apoio logístico nos trabalhos de campo.

Referências bibliográficas

- ARIZMENDI, M.C. & ORNELAS, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180.
- BOLTEN, A.B., FEINSINGER, P., BAKER, H. & BAKER, R. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41:301-304.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- CHAUTEMS, A. 2002. New Gesneriaceae from Minas Gerais, Brazil. *Candollea* 56:261-279.
- CLAYBERG, C.D. 1968 Biosystematic studies in *Sinningia* and *Reichsteineria* (Gesneriaceae). *American Journal of Botany* 55:829-833.
- DAFNI, A., LENSKEY, Y. & FAHN, A. 1988. Flower and nectar characteristics of nine species of Labiatae and their influence on honeybee visits. *Journal of Apicultural Research* 27:103-114.
- DAVIS, A.R., FOWKE, L.C., SAWHNEY, V.K.E & LOW, N.H. 1996. Floral nectar secretion and ploidy in *Brassica rapa* and *B. napus* (Brassicaceae). II. Quantified variability of nectary structure and function rapid-cycling lines. *Annals of Botany* 77:223-234.
- ELLSTRAND, N.C., WHITKUS, R. & RIESEBERG, L.H. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:5090-5093.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Oxford.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In *Coevolution* (D.J. Futuyma & M. Slatkin, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, p.282-310.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- FRANCO, A.L.M. & BUZATO, S. 1992. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52:661-666.
- FREITAS, L. & SAZIMA, M. 2001. Nectar features in *Esterhazia macrodonta*, a hummingbird-pollinated Scrophulariaceae in southeastern Brazil. *Journal of Plant Research* 114:187-191.
- GARRISON, J.S.E. & GASS, C.L. 1999. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability. *Behavioral Ecology* 10:714-725.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- GRANTS AU, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. Expressão & Cultura, Rio de Janeiro.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P.H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176:597-602.
- IBGE 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- KVIST, L.P. & SKOG, L.E. 1992. Revision of *Kohleria* (Gesneriaceae). *Smithsonian Contributions on Botany* 79:1-83.
- MITCHELL, R.J. & WASER, N.M. 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. *Ecology* 73:633-638.
- NEWTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- PERRET, M., CHAUTEMS, A., SPICHIGER, R., KITE, G. & SAVOLAINEN, V. 2003. Systematics and evolution of tribe Sinningieae (Gesneriaceae): evidences from phylogenetic analyses of six plastid DNA regions and nuclear NCPGS. *American Journal of Botany* 90:445-460.
- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. Vascular plant systematic. Harper & Row, New York.
- RODELA, L.G. 1998. Cerrados de altitude e campos rupestres do Parque Estadual do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais: distribuição e florística por subfisionomias da vegetação. *Revista do Departamento de Geografia* 12:163-189.
- SAFFORD, H.D. 1999. Brazilian Páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26:693-712.

- SANMARTIN-GAJARDO, I. 2004. Biologia da polinização de espécies da tribo Sinningieae (Gesneriaceae) no sudeste do Brasil. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SANMARTIN-GAJARDO, I. & FREITAS, L. 1999. Hummingbird pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. *Biociências* 7:13-24.
- SANMARTIN-GAJARDO, I. & SAZIMA, M. 2004. Non-euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. *Plant Biology* 7:1-7.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109:149-160.
- SMITH, J.F., WOLFRAM, J.C., BROWN, K.D., CARROLL, C.L. & DENTON, D.S. 1997. Tribal relationship in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84:50-66.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin British Museum (Natural History), Zoology Series* 38:105-139.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* 12:286-296.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- STILES, F.G. & FREEMAN, C.E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25:191-205.
- VASCONCELOS, M.F. & LOMBARDI, J.A. 2001. Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of southern Espinhaço Range, Brazil. *Melospittacus* 4:3-30.
- WERYSZKO-CHMIELEWSKA, E., MASIEROWSKA, M.L. & KONARSKA, A. 2003. Characteristics of floral nectaries and nectar in two species of *Crataegus* (Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution* 238:33-41.
- WIEHLER, H. 1983. A synopsis of the Neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* 6:1-219.
- ZAR, J.H. 1996. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.
- ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt* 58:308-318.
- ZIMMER, E.A., ROALSON, E.H., SKOG, L.E., BOGGAN, J.K. & IDNURM, A. 2002. Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cdDNA *trnL-F* and *trnE-T* spacer region sequences. *American Journal of Botany* 89:296-311.